

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



**Kateřina Holubová**

**Vztahy mezi funkčními znaky, velikostí domovských  
okrsků a schopností šíření ptáků**

Relationships between functional traits, home-range sizes, and dispersal abilities in  
birds

Bakalářská práce

Školitel: Doc. David Storch, Ph.D.

Praha, 2012

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 20. srpna 2012

## **Poděkování**

Na tomto místě bych chtěla velice poděkovat svému školiteli Doc. Davidovi Storchovi, Ph.D. za nesmírnou ochotu a cenné rady a připomínky při přípravě a zpracovávání této bakalářské práce. Dále bych chtěla vyjádřit velký dík všem členům své rodiny za jejich podporu a důvěru během celého mého studia.

## **Abstrakt**

Pohyby ptáků v krajině zahrnující disperzi i rutinní pohyby v rámci domovských okrsků či teritorií jsou jedním ze základních, ale díky značné mobilitě ptáků i zároveň jedním z nejméně poznanych procesů ptačí ekologie, obzvlášť pak na mezidruhově úrovni. Disperze je nejen základním mechanismem pronikání druhů na nová území, ale navíc spolu s velikostí domovských okrsků ptáků vypovídá o měřítku jejich percepce krajiny a schopnosti vyrovnat se se změnami prostředí. Schopnost šíření reprezentovanou disperzní vzdáleností determinuje více znaků, jako například velikost těla, migrační status, morfologie křídla či zobáku, typ potravy či preferovaného habitatu a některé life-history znaky. Variabilita ve velikostech domovských okrsků je naopak určena téměř výhradně energetickými nároky druhu, danými velikostí těla a trofickou úrovní, a také produktivitou daného prostředí. Mezi velikostí domovského okrsku, resp. teritoria, a disperzními vzdálenostmi ptáků existuje pozitivní vztah, který může být přisouzen jejich evolučně dané vagilitě či požadavkům na prostor určeným primárně potravními preferencemi jednotlivých druhů. Nicméně pro hlubší pochopení této problematiky je zapotřebí dalšího výzkumu, a to především na mezidruhově úrovni.

**Klíčová slova:** funkční znaky, disperzní vzdálenost, domovský okrsek, teritorium, invazibilita

## **Abstract**

Avian movements through the landscape involving dispersal and routine movements within home-range or territory are one of the basic but due to a high mobility of birds also one of the least understood processes of bird ecology, especially on the interspecific level. Not only is dispersal a fundamental mechanism of species' spreading into new areas, but also, together with home-range size, it shows the scale on which species perceive the landscape and how they can deal with habitat changes. Dispersal ability, represented by dispersal distances, is determined by a few species specific traits like body size, migratory status, wing and bill morphology, diet type, preferred habitat type or some life-history traits. On the contrary, home-range size variability is determined primarily by energetic demands of the species, given by its body size and trophic level, and by the productivity of the environment. There is a positive relationship between home-range size or territory size, respectively, and dispersal distances of birds that can be attributed to species vagility or their spatial requirements determined especially by their food preference. Nevertheless, further research mainly on interspecific level is necessary for a deeper insight into this issue.

**Key words:** species traits, dispersal distance, home-range, territory, invasibility

## **Obsah**

1. Úvod.....	1
2. Schopnost šíření .....	2
2.1. Obecně.....	2
2.2. Metody měření disperzních vzdáleností .....	3
2.2.1. Kroužkovací metody .....	3
2.2.2. Radiotelemetrie .....	3
2.2.3. One-year time-lagged model.....	4
2.3. Distribuce disperzních vzdáleností .....	4
2.4. Invazibilita .....	5
2.5. Determinanty disperzních vzdáleností.....	8
2.5.1. Velikost těla a typ potravy .....	9
2.5.2. Migrační status .....	10
2.5.3. Morfologické znaky .....	11
2.5.4. Life-history znaky .....	14
2.5.5. Typ habitatu.....	15
3. Domovský okrsek .....	17
3.1. Obecně.....	17
3.2. Metody měření domovských okrsků a teritorií.....	18
3.2.1. Mapování teritoria značených jedinců .....	18
3.2.2. Radiotelemetrie .....	18
3.2.3. Minimum convex polygons.....	18
3.2.4. Fixed-kernel technique .....	19
3.3. Determinanty velikosti domovských okrsků .....	19
3.3.1. Velikost těla.....	19
3.3.2. Typ potravy .....	21
3.3.3. Fragmentace habitatu .....	22
3.3.4. Life-history znaky .....	23
4. Vztah mezi velikostí domovského okrsku a disperzní vzdáleností .....	23
5. Závěr .....	27
6. Seznam literatury .....	28

# **1. Úvod**

Schopnost šíření živočichů (disperze) je základním biologickým mechanismem klíčovým pro ekologii a evoluci jedinců, populací i druhů. Disperze je jednosměrný pohyb jedinců šířících se z jejich původních stanovišť do nových (Clobert et al. 2001). Existují však jisté terminologické nepřesnosti, vlivem kterých může být šíření nebo disperze slučováno či zaměňováno s migrací. Na rozdíl od disperze je však migrace sezónní, obousměrný pohyb jedinců a populací, který probíhá ve velkých prostorových i časových měřítkách mezi vzdálenými regiony, jejichž podmínky jsou střídavě příznivé a nepříznivé. Ptáci, stejně jako jiní migrující živočichové, se v daném období roku vydávají na cestu do prostředí s lepšími podmínkami a větším množstvím zdrojů a za určitou dobu se opět vracejí za účelem rozmnožování do míst, odkud pocházejí (Dingle & Drake 2007). V této práci se ale migraci v tomto smyslu budu věnovat jen okrajově.

Ačkoliv je disperzi věnována pozornost vědecké komunity již více než půl století, stále zůstává jedním z nejméně objasněných ekologických fenoménů, především proto, že je velmi obtížné získat spolehlivá data o pohybu živočichů krajinou. Nicméně znalost schopnosti disperze ptačích druhů je v současnosti velice důležitá pro zachování ptačí biodiverzity. Umožňuje totiž odhadnout, jaké druhy jsou citlivé na změnu či degradaci jejich prostředí a do jaké míry jí budou ovlivněny, a podle toho aplikovat potřebná ochranná opatření (Sutherland et al. 2000). Omezená schopnost disperze má za následek větší zranitelnost ptáků vůči fragmentaci prostředí, a druhy, které se dokážou šířit do vzdálenějších míst, mají výrazně větší šanci na přežití tváří v tvář jak antropogenní přeměně životního prostředí, tak i probíhajícím klimatickým změnám (Garrard et al. 2012).

Stejně tak jako disperzní vzdálenost i velikost domovských okrsků, tedy území využívaných ptáky během jejich běžných aktivit (Burt 1943), charakterizují, na jakých škálách ptáci vnímají krajinu kolem sebe (Vitz & Rodewald 2010). Pro ochranný management je tedy klíčové brát v úvahu prostorové nároky jednotlivých druhů, které velikosti domovských okrsků přímo odrážejí.

Cílem této bakalářské práce je na základě dostupné literatury shrnout, jaké funkční znaky ptáků (včetně jejich preference určitého typu habitatu) podmiňují schopnost šíření ptačích druhů a jakou funkci má disperze v invazibilitě ptáků, dále jaké znaky determinují velikost jejich domovských okrsků a co je známo o vztahu disperzních vzdáleností a domovských okrsků či teritorií.

## 2. Schopnost šíření

### 2.1. Obecně

Disperze neboli šíření organismů je jedním z nejdůležitějších procesů studovaných v rámci ekologie a evoluční biologie, mající zásadní vliv jedince, populace, druhu i celá společenstva. Evoluce disperze je poháněna heterogenitou prostředí, příbuzenskými vztahy, snahou zabránit příbuzenskému křížení i kompeticí o zdroje a pohlavní partnery (Clobert et al. 2001). Je klíčová pro metapopulační dynamiku (Tittler et al. 2006, 2009), ovlivňuje invazibilitu (např. Kot et al. 1996, Lensink 1997, Nathan 2001, Caswell et al. 2003, Hastings et al. 2005), velikost areálu druhu (Böhning-Gaese et al. 2006), genový tok a s ním i speciace (Belliere et al. 2000).

Disperze je velmi komplexní jev, na němž se podílí současně velké množství druhově specifických znaků, vnitřních charakteristik jedinců i vnějších vlivů prostředí. Objasnění faktorů ovlivňujících šíření živočichů se proto stále zdá být obtížným úkolem (Clobert et al. 2001), a disperze tak navzdory svému nesmírnému ekologickému významu zůstává jednou z nejméně pochopených charakteristik jedinců, populací i druhů (Sutherland et al. 2000). Klíčovým parametrem, jehož prostřednictvím je posuzována schopnost šíření organismů, je disperzní vzdálenost, považovaná za evolučně daný druhově specifický znak, který se ale v rámci populací může lišit (Wiens et al. 2001). Měření disperzních vzdáleností je však velmi obtížné, obzvlášť u tak vagilních organismů, jakými jsou právě ptáci (Greenwood & Harvey 1982, Tittler et al. 2009).

Disperze ptáků je všeobecně rozlišována na dva základní typy. Pod pojmem *natal dispersal* se rozumí šíření mladých jedinců z rodného hnízda do míst jejich první realizované či potenciální reprodukce. Naopak, *breeding dispersal* je pohyb dospělců mezi dvěma hnízdními stanovišti (Greenwood 1980). Šíření juvenilních jedinců do míst jejich prvního hnízdění je přitom v přírodě jevem mnohem běžnějším než disperze dospělců, protože ti po první reprodukci většinou projevují značnou míru věrnosti hnízdnímu stanovišti<sup>1</sup>. V naprosté většině případů se juvenilové také šíří na větší vzdálenost (Greenwood & Harvey 1982, Paradis et al. 1998), ačkoliv existují druhy, jako například strnad zahradní (*Emberiza hortulana*), u nichž byla prokázána výrazně delší disperze dospělců (Dale et al. 2005, 2006). Vzdálenosti obou typů disperze spolu ale v rámci druhu do velké míry korelují (Sutherland et al. 2000).

---

<sup>1</sup> Pokud nebude výslovně rozlišeno, v dalším textu, obzvlášť v kapitole Determinanty disperzních vzdáleností, se pod pojmem *disperze* rozumí šíření juvenilních jedinců z jejich rodného hnízda (*natal dispersal*).



## **2.2. Metody měření disperzních vzdáleností**

### **2.2.1. Kroužkovací metody**

Základní metodou používanou pro měření disperze ptáků je kroužkování, kdy je pták odchycen a vybaven kovovým či nověji barevným plastovým kroužkem, nesoucím informace o místě odchytu. Na základě opětovného odchytu, pozorování či nálezu mrtvého označeného jedince na jiném místě je určena vzdálenost, kterou během disperze překonal. Ač je tato metoda jednoduchá a poměrně snadno proveditelná, nese s sebou jisté nevýhody. Vzdálenosti měřené pomocí této metody jsou velmi často podhodnocené, protože rozsah studovaného areálu bývá značně omezený a jedinci šířící se za hranice tohoto zkoumaného území nemohou být detekováni (Koenig et al. 1996). Navíc, pouze malá část označených ptáků je později znovu odchycena či pozorována (Kenward et al. 2002). Studie Paradise et al. (1998) je výjimečná nejen v tom smyslu, že byla provedena na neobvykle rozsáhlém území a během dlouhého časového úseku, ale také proto, že místo shromažďování dat pomocí odchytu ptáků byli okroužkovaní jedinci zařazeni do studie až poté, co byli v rámci studovaného areálu nalezeni mrtví, čímž autoři pravděpodobně do určité míry předešli zkresleným údajům.

### **2.2.2. Radiotelemetrie**

Radiotelemetrie je v současnosti asi nejvyužívanější metodou pro studium ptačí disperze, zejména pak pro sledování vzácných nebo velmi pohyblivých druhů žijících na velkém území, jakými jsou například dravci (Kenward 2004). Princip radiotelemetrie spočívá v aplikaci radiového vysílacího zařízení na tělo zkoumaného jedince, které umožňuje vědcům přesně určit jeho pozici v krajině a vzdálenost a směr jeho pohybů. Z toho plyne výhoda v nepřetržitém přísunu dat o pohybujících se ptácích bez nutnosti aktivity pozorovatele, jež je nezbytná při odchytu či pozorování okroužkovaných jedinců. Na rozdíl od kroužkovacích metod také telemetrie poskytuje naprosto přesné informace o skutečných pohybech ptáků krajinou, ne pouze o vzdálenosti mezi místem započetí cesty a místem založení nového hnízda (Kenward 2004).

Navzdory své nesmírné oblibě pro studium disperze má i radiotelemetrie určité nedostatky. Hmotnost aplikovatelného vysílače musí být přímo úměrná tělesné velikosti zkoumaného druhu. Malí ptáci tedy nejsou schopni nést velká zařízení, která však zároveň mají značný dosah signálu i delší životnost, a jsou tedy vhodná pro měření disperze ve velkých měřítkách (Kenward et al. 2002, Kenward 2004). Proto je opodstatněné pochybovat,

zdali schopnost disperze odhadovaná touto metodou především u malých ptačích druhů nemůže být podhodnocována. Nelze také vyloučit negativní dopad vysílačů na přežívání a možnost vlivu jejich aplikace na běžné chování ptáků, a tak i zkreslování disperzního chování. Kenward (2004) uvádí, že přežívání ptáků je ohroženo, jakmile hmotnost aplikovaného vysílače překročí 2 až 3 % hmotnosti studovaných jedinců.

### **2.2.3. One-year time-lagged model**

Jak bylo zmíněno výše, disperze je naprosto klíčovým mechanismem umožňujícím metapopulační dynamiku. Tittler et al. (2006, 2009) zavedli metodu odhadování disperzních vzdáleností juvenilních jedinců (*natal dispersal*) pomocí tzv. one-year time-lagged modelu, který je založen na předpokladu, že existuje pozitivní vztah mezi abundancí a množstvím šířících se jedinců mezi populacemi v jednotlivých, po sobě následujících letech. Jinými slovy, pokud v jednom roce dojde k poklesu abundance ve zdrojové populaci, v dalším roce pravděpodobně nastane pokles abundance i v populaci propadové, neboť malá zdrojová populace produkuje méně jedinců šířících se do populace propadové. Asymetrická disperze ze zdrojové do propadové populace je tedy dokázána pozitivní korelací mezi abundancí potenciální propadové populace v čase  $t$  a potenciální zdrojové populace v čase  $t-1$ .

Autoři uvažují, že pokud hodnoty získané na základě těchto korelací skutečně odpovídají disperzním vzdálenostem, jsou jejich hodnoty značně větší než hodnoty získané v jiných studiích. Ty však k měření disperze používají převážně tradiční kroužkovací metody či radiotelemetrii, které, jak bylo zmíněno výše, často poskytují podhodnocené výsledky. Vzdálenosti naměřené pomocí one-year time-lagged modelu jsou však podle autorů velmi podobné těm, které získal Paradis et al. (1998) na základě identifikace mrtvých okroužkovaných britských ptáků na velmi rozsáhlém studovaném území, a které tedy mohou být považovány za relativně spolehlivé.

## **2.3. Distribuce disperzních vzdáleností**

Distribuce jednotlivých disperzních událostí je taková, že největší počet přesunů probíhá na malé vzdálenosti, přičemž rapidně klesá se vzdáleností od centra šíření (např. Matthysen et al. 1995, Paradis et al. 1998, Sutherland et al. 2000, Hansson et al. 2002, Winkler et al. 2005). Tento jev je univerzální a platí jak napříč jednotlivými ptačími druhy, tak i například při porovnání mezi pohlavími či živočišnými třídami. Výhoda této skutečnosti spočívá mimo jiné

v tom, že lze odhadovat pravděpodobnosti vzdáleností disperze i pro ty druhy, o jejichž schopnosti šíření není k dispozici dostatek informací. Predikce schopnosti druhů šířit se na určité vzdálenosti mezi jednotlivými habitaty by pak mohly být využity pro další vědecký výzkum či management ochrany přírody, neboť s jejich pomocí lze zhodnotit možné dopady ztráty habitatů či fragmentace krajiny na vybrané druhy (Sutherland et al. 2000).

Křivka distribuce disperzních vzdáleností však může ve skutečnosti vrcholit ve větších vzdálenostech, než se běžně předpokládá na základě kroužkovacích metod. Pravděpodobnost úspěšného odchytu označených šířících se juvenilních jedinců z jejich rodného hnízda je totiž velmi malá, proto nelze vyloučit možnost, že disperze mnoha druhů probíhá ve skutečnosti ve větších měřítcích, než jaký je obecný předpoklad (Koenig et al. 1996, Tittler et al. 2009).

Z rozložení disperzních vzdáleností je patrné, že se v populacích vyskytuje určité procento jedinců šířících se na dlouhé vzdálenosti. Disperze na dlouhé vzdálenosti (*long-distance dispersal*) je relativně vzácná, nicméně významně ovlivňuje celkový charakter a měřítko disperze (Sutherland et al. 2000) a je klíčová pro šíření druhu do nového prostředí, a tím i rozšiřování jeho areálu (např. Caswell et al. 2003).

## **2.4. Invazibilita**

Disperze na dlouhé vzdálenosti je hybnou silou metapopulační dynamiky, umožňuje tok genů mezi vzdálenými lokalitami, a tedy přežívání populací a druhů, a je pravděpodobné, že v době probíhajících i budoucích klimatických změn bude klíčovým mechanismem zajišťujícím přežití živočišných druhů (Nathan 2001). Ačkoliv schopnost disperze obecně je hlavním znakem druhu determinujícím velikost jeho geografického areálu (Böhning-Gaese et al. 2006), v porovnání s průměrnými hodnotami na křivce distribuce disperzních vzdáleností se především tvar konce této křivky (odpovídajícího přesunům na velké vzdálenosti) zásadním způsobem projevuje na rychlosti invazního šíření a expanze areálu dané populace či druhu (např. Kot et al. 1996, Veit & Lewis 1996, Lensink 1997, Nathan 2001, Caswell et al. 2003, Hastings et al. 2005). Caswell et al. (2003) na základě studie několika druhů ptáků uvádí, že rychlost invazního šíření je až o devět řádů citlivější ke změnám v disperzi na dlouhé než na krátké vzdálenosti. Existuje velké množství teoretických modelů zabývajících se šířením živočišných druhů, nicméně možnost dalšího pokroku v porozumění mechanismům biologických invazí a expanzí areálů spočívá primárně v získání empirických dat popisujících zřídka probíhající disperzi na dlouhé vzdálenosti (Hastings et al. 2005).

Ačkoliv jsou známy případy přirozené expanze areálů ptačích druhů, nejčastější scénář biologických invazí začíná antropogenní introdukcí na místa předtím tímto druhem neobývaná. Za vhodných podmínek dojde k usazení, a pokud v průměru každý jedinec produkuje více než dva potomky, populace se začne zvětšovat. Z místa, kde se nová populace usadila a odstartovala svůj růst, pak v postupných vlnách rozšiřuje svůj nový areál (Van den Bosch et al. 1992). Jsou rozlišovány dva způsoby postupování invaze. Prvním, deterministickým typem je plynulý postup kontinuálních vln prostřednictvím disperze na krátké vzdálenosti, během něhož není možné rozpoznat význam jednotlivců pro toto šíření. V druhém typu, který lze považovat za stochastický, někteří jedinci pomocí příležitostné disperze na dlouhé vzdálenosti zakládají malé populace a jakási ohniska šíření značně vzdálená od zbytku populace šířícího se postupnými vlnami pomocí běžné disperze na krátké vzdálenosti. Tento typ šíření je pak charakterizován splýváním počátečních ohnisek se zbytkem pomalu se šířící populace, přičemž přínos jednotlivých ptáků je pro něj téměř esenciální (Hengeveld 1993).

Rychlost invazních vln je podmíněna nejen disperzí, ale také demografickými charakteristikami jako přežívání a reprodukce jedinců, a tedy rychlost růstu populace (Van den Bosch et al. 1992, Hengeveld 1993, Kot et al. 1996, Veit & Lewis 1996, Lensink 1997, 1998). I nepatrná změna alespoň v jedné z těchto charakteristik vedoucí k nárůstu čistého populačního růstu  $R_0$  nad hodnotu 1,0 může odstartovat expanzi (Lensink 1997, 1998). Nicméně pro rychlost expanze druhu se nejkritičtějším faktorem zdá být rozložení disperzních vzdáleností. Studie Caswella et al. (2003) ukázala, že mezidruhové rozdíly v rychlosti invazních vln špačka obecného (*Sturnus vulgaris*) v Severní Americe a lejska černohlavého (*Ficedula hypoleuca*) v Nizozemsku spočívají z 30 % v rozdílu v demografických charakteristikách těchto druhů a ze 70 % v rozdílu v disperzi, přičemž na disperzi se z většiny podílejí právě jedinci šířící se na nejdelší vzdálenosti. Naopak, na základě porovnání původních a invazních populací krahujce obecného (*Accipiter nissus*) došli autoři této studie k závěru, že demografie je zodpovědná za rozdíly v rychlosti šíření téměř z 90 %. Z tohoto vyplývá, že rychlost invazního šíření různých druhů skutečně závisí nejvíce na rozdílech v disperzních schopnostech, zatímco různé populace téhož druhu se z drtivé většiny liší v demografii (Caswell et al. 2003).

Podle některých starších autorů velikost areálu invazních druhů roste lineárně s časem (Van den Bosch et al. 1992, Lensink 1997, 1998). Tento vztah platí po překonání počáteční fáze, během níž dochází k nárůstu a formování nově se zakládající populace a po které teprve následuje samotná expanze. Doba trvání prvotní prostorové stagnace a růstu populace se mezi

jednotlivými druhy liší. U malých druhů, jako jsou špaček obecný (*Sturnus vulgaris*) a vrabec domácí (*Passer domesticus*), je kratší, zatímco například u hrdličky zahradní (*Streptopelia decaocto*), volavky rusohlavé (*Bubulcus ibis*; Van den Bosch et al. 1992) či husice nilské (*Alopochen aegyptiaca*; Lensink 1998) naopak může trvat i více než deset let. Důvodem nízké rychlosti šíření nejen v počáteční fázi invaze může být s velkou pravděpodobností malá míra reprodukce vlivem Alleeho efektu, tedy nedostatku pohlavních partnerů, který se týká především malých a izolovaných populací šířících se na dlouhé vzdálenosti a vyskytujících se značně daleko od zbytku šířící se populace (Kot et al. 1996, Veit & Lewis 1996).

Předpoklad linearitý průběhu expanze je založen na představě uniformního a také náhodného postupu invazních vln (Van den Bosch et al. 1992). Je však zřejmé, že charakter šíření nelze považovat za rovnoměrný ani náhodný (Veit & Lewis 1996), což dokládají i Gammon & Maurer (2002) na příkladu invaze špačka obecného (*Sturnus vulgaris*) a vrabce domácího (*Passer domesticus*) v Severní Americe či Veech et al. (2011) na hrdličce zahradní (*Streptopelia decaocto*) a bělavokřídlé (*Zenaida asiatica*). Expandující populace těchto druhů místo toho, aby se šířila stále stejným tempem a stejnoměrně ve všech směrech, následuje jedince usazující se cíleně v lokalitách s nadprůměrně dobrými ekologickými podmínkami. To velmi často bývají místa s co největším množstvím přirozeného habitatu (Veech et al. 2011), ale také s většími hustotami lidské populace, vyšším podílem zemědělské půdy a městského prostředí (Gammon & Maurer 2002, Wehtje 2003, Veech et al. 2011), které ptákům poskytují dostatek potravy a hnízdních míst. Podmínky okolního prostředí ovlivňují přežívání i plodnost populace (Hengeveld 1993), a proto i rychlost šíření musí být determinována variabilitou prostředí i prostorovým uspořádáním vhodného habitatu (Hengeveld 1993, Veech et al. 2011). Jakmile se druh ocitne v nehostinném prostředí, rychlost šíření ustává, a zcela se zastaví ve chvíli, kdy šířící se druh narazí na limitující typ prostředí (Wehtje 2003). Pro kolonizaci nových míst a posun areálu druhu by tedy měla být důležitá pokud možno minimální limitace prostředím a potravní nabídkou a zvýhodněny by měly být druhy s nejširší potravní nikou, jak bylo zjištěno v rámci skupiny Passeriformes (Angert et al. 2011).

## 2.5. Determinanty disperzních vzdáleností

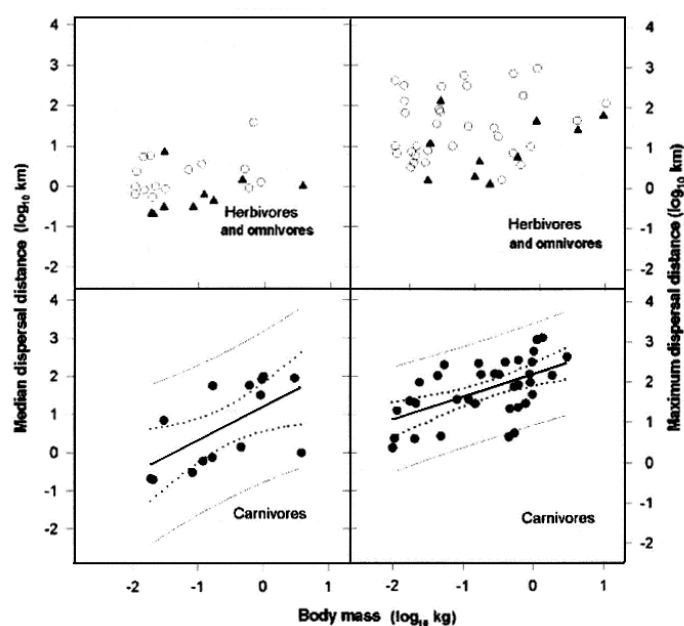
Disperzní vzdálenosti jsou podmíněny nejrozličnějšími morfologickými, fyziologickými a life-history znaky, ale mohou vykazovat jistou plasticitu například i vlivem vnějších podmínek, jako je typ a kvalita prostředí (Wiens et al. 2001).

Nejdéle zkoumaným determinantem disperze ptáků je pohlaví (Greenwood 1980). Ve většině případů je podíl šířících se jedinců větší mezi samci než samice, které mívají také větší disperzní vzdálenosti (Greenwood 1980, Greenwood & Harvey 1982, Clarke et al. 1997). Greenwood (1980) zdůvodnil tuto asymetrii v disperzních vzdálenostech mezi pohlavími jako důsledek typu rozmnožovacího systému. Samci jsou u většiny ptáků tím pohlavím, které musí získat a bránit teritorium a s ním zdroje, jež mu budou sloužit při lákání samic a vychovávání potomstva. Setrvání na rodném místě či v jeho blízkém okolí je pro samce výhodné, a to především díky dobré znalosti těchto míst, distribuce jejich zdrojů a predančních rizik. Naopak, samičím disperze umožňuje vybrat si nejvhodnějšího partnera. Některé studie však rozdíl v disperzních vzdálenostech mezi pohlavími neprokázaly na mezidruhové (Sutherland et al. 2000) ani vnitrodruhové úrovni (Matthysen et al. 1995, Miller & Smallwood 1997, Negro et al. 1997, Hansson et al. 2002, Sternalski et al. 2008), u některých druhů ptáků se naopak samci šíří častěji a dál než samice, přičemž tento trend je častější u čeledí nepěvců (Clarke et al. 1997), například u polygynního dropa velkého (*Otis tarda*; Martín et al. 2008). Rozdíly v disperzním chování mezi pohlavími však pravděpodobně nelze u mnoha druhů považovat za druhově specifické a stálé. Posuny v disperzních vzdálenostech směrem k jednomu z pohlaví jsou mnohdy pozorovány pouze u zlomku populace, jen v některých letech nebo pouze na určitých místech (Clarke et al. 1997).

V následujících kapitolách se zaměřím na funkční znaky ptáků (včetně jejich preference určitého typu habitatu) a jejich vliv na schopnost disperze. Existuje poměrně značné množství empirických studií zkoumajících ptačí disperzi, ty se ale ve většině případů zabývají šířením pouze jednoho konkrétního druhu, což neumožňuje dostatečně porozumět všeobecným ekologickým a evolučním faktorům ovlivňujícím disperzi ptáků. Komplexních analýz studujících a porovnávajících disperzní schopnosti větší škály druhů však bylo doposud provedeno velmi málo (Greenwood & Harvey 1982, Paradis et al. 1998, Sutherland et al. 2000, Tittler et al. 2009, Dawideit et al. 2009, Garrard et al. 2012).

### 2.5.1. Velikost těla a typ potravy

Velikost těla, často vyjadřovaná pomocí tělesné hmotnosti, je faktor zásadně ovlivňující ekologii ptáků a živočichů obecně, jejich life-history znaky i morfologii (Paradis et al. 1998). Není tedy překvapivým zjištěním, že vzdálenost, kterou ptáci urazí během šíření na nová hnízdní stanoviště, roste s tělesnou délkou (Paradis et al. 1998) i hmotností (Paradis et al. 1998, Sutherland et al. 2000, Tittler et al. 2009, Garrard et al. 2012). Sutherland et al. (2000) ukázali, že vztah mezi hmotností těla a disperzními vzdálenostmi je alometrický, přičemž je však potřeba zároveň zohlednit i typ potravy zkoumaných druhů, který sám vysvětluje značnou část mezidruhových rozdílů ve schopnosti disperze. Karnivoři, mezi které řadíme druhy živící se obratlovci a hmyzem, vykazují v porovnání s jinými potravními gildami největší disperzní vzdálenosti (Paradis et al. 1998, Sutherland et al. 2000, Peach et al. 2001, Dawideit et al. 2009, Garrard et al. 2012), a to dokonce až o dva řády větší než omnivoři či herbivoři stejné hmotnosti (Obr. 1) (Sutherland et al. 2000).



**Obr. 1.** Alometrický vztah mezi hmotností těla a mediánem (levý sloupec) a maximem (pravý sloupec) disperzních vzdáleností pro masožravce (●), všežravce (○) a býložravce (▲). Signifikance regresního vztahu byla zjištěna pouze pro masožravce (dole), jejichž regresní koeficient se blížil hodnotě 0,75. Sklon pro všežravce a býložravce (nahore) se nelišil od 0. Převzato ze studie Sutherland et al. (2000).

Disperzní vzdálenosti karnivorů se podle zjištěného vztahu zvětšují se vzrůstající tělesnou hmotností relativně větší rychlostí, než je tomu u jiných potravních gild. Koeficient této alometrie pro masožravé druhy je podle Sutherlanda et al. (2000) velmi blízký hodnotě 0,75, což je zároveň koeficient popisující rychlost metabolických procesů, a tedy energetické nároky živočichů vztažené k jejich tělesné velikosti (West et al. 1997, Brown et al. 2004). Sutherland et al. (2000) zjistili, že naproti tomu všežravci a býložravci mají koeficient vztahu disperzních vzdáleností s hmotností těla menší než 0,75. Tyto rozdíly ve sklonu alometrických regresí pro různé potravní gildy přisuzuje rozdílům v hustotě a distribuci potřebných zdrojů v prostoru, neboť množství využitelných energetických zdrojů na jednotku plochy se zmenšuje směrem k vyšším trofickým úrovním (McNab 1963, Schoener 1968, Haskell et al. 2002, Jetz et al. 2004). Strmější sklon alometrického vztahu disperzních vzdáleností s hmotností těla u karnivorů by pak mohl být vysvětlen zmenšující se hustotou kořisti se vzrůstající velikostí predátora. Větší predátoři totiž loví větší kořist, která je v krajině na jednotku plochy vzácnější (Schoener 1968).

Lze předpokládat, že podobně jako je živočišná potrava v krajině distribuována v menších hustotách, určitá prostorová a časová vzácnost je společná také květům a plodům rostlin. V souladu s touto úvahou Dawideit et al. (2009) zjistili, že nejen insektivorní, ale i frugivorní druhy pěvců mají výrazně větší disperzní vzdálenosti než druhy omnivorní či druhy živící se v létě a/nebo v zimě semeny. Podobně Peach et al. (2001) ukázali, že insektivorní a nektarivorní čeledi tropických ptáků v Malawi vykazují podstatně větší disperzní vzdálenosti než čeledi s granivorními druhy.

### **2.5.2. Migrační status**

Ačkoliv migrace a disperze jsou dva rozdílné procesy, oba dva tyto typy pohybu jsou podmíněny letovými schopnostmi ptáků a ekomorfologickými znaky. Tento fakt naznačuje, že migrace a disperze spolu budou úzce souviset (Dawideit et al. 2009). Na základě komparativních mezidruhových studií (Paradis et al. 1998, Dawideit et al. 2009) bylo skutečně potvrzeno, že mezi migračním statutem a disperzními vzdálenostmi, konkrétně jejich středními hodnotami, existuje pozitivní korelace, ačkoliv podle Sutherlanda et al. (2000) platí tento vztah pouze pro maximální disperzní vzdálenosti.

Dawideit et al. (2009) vyslovili dvě hypotézy nastiňující možný vztah disperze a migrace. Zaprvé, za předpokladu migrace jako speciálního evolučního faktoru selektujícího pro efektivní let (Winkler & Leisler 1992) lze předpokládat, že migrace vytváří selekční tlak



na evoluci lepších letových schopností podmíněných především morfologií křídla, a tyto schopnosti mohou následně determinovat větší disperzní vzdálenosti. Alternativní hypotéza uvažuje přímý vliv migračního statusu na morfologii a současně i na disperzní vzdálenosti (Dawideit et al. 2009). Jak bylo ukázáno na příkladu britských ptáků (O'Connor 1985, podle Paradis et al. 1998), migranti více než rezidentní druhy využívají středně zapojené a nestálé typy habitatů a jsou považováni obecně za generalisty (Böhning-Gaese et al. 2003). Proto by pro migranty mohla být výhodná malá míra filopatrie, jaká byla zjištěna u migrujících druhů pěvců (Weatherhead & Forbes 1994, podle Sternalski et al. 2008).

Tittler et al. (2009) navzdory několika výše zmíněným rozsáhlým studiím potvrzujícím větší disperzní vzdálenosti migrantů přišli s protichůdnými výsledky. Podle jejich výsledků se migranti a rezidenti ve svých disperzních vzdálenostech neliší. Navrhují úvahu, proč tomu tak je. Ač se o načasování a způsobu výběru prvních hnízdních míst mladých ptáků neví mnoho, podle těchto autorů je možné, že čas mezi vylétnutím z hnízda a nástupem zimy či započítím migrace buď mladí jedinci tráví průzkumem možných hnízdních stanovišť, nebo se na jaře vracejí na rodné místo a teprve odtud začnou hledat příhodná hnízdiště. V jakémkoliv z těchto dvou případů by pak rezidentní druhy měly na vyhledávání vhodných hnízdních stanovišť více času než migranti, a mohly by se tak šířit na delší vzdálenosti. I když bychom mohli spekulovat, že výsledek studie Tittlera et al. (2009) se od předchozích prací liší vinou použití odlišné metody získávání dat, někteří migrující pěvci jako například rákosník velký (*Acrocephalus arundinaceus*; Hansson et al. 2002) nebo vlaštovka stromová (*Tachycineta bicolor*; Winkler et al. 2005) se skutečně nešíří na tak dlouhé vzdálenosti a v takovém rozsahu, jak bychom mohli očekávat na základě stovek a tisíců kilometrů, které musí překonat během každoročních migrací. Podle Winklera et al. (2005) z toho lze vyvozovat, že z nějakých důvodů je pro tyto druhy výhodnější zůstat blízko rodného hnízda než se vydat se do neznámých míst, i navzdory riziku možného příbuzenského křížení či kompetice.

### **2.5.3. Morfologické znaky**

Morfologie zobáku, křídel a končetin odráží potravní strategie ptáků, jejich schopnost letu a preferenci a způsob využívání určitého habitatu (Böhning-Gaese et al. 2003). Je velmi pravděpodobné, že morfologie ptačího těla je během evoluce spjata s migračním chováním a migrující druhy se od druhů rezidentních v mnohých tělesných charakteristikách odlišují (Winkler & Leisler 1992, Calmaestra & Moreno 2000, Böhning-Gaese et al. 2003, Leisler & Winkler 2003). Aerodynamika delších a špičatějších křídel umožňuje větší migrační

vzdálenosti (Winkler & Leisler 1992, Mönkkönen 1995, Böhning-Gaese et al. 2003, Leisler & Winkler 2003). Bylo zjištěno, že ptáci podnikající migrace na dlouhé vzdálenosti mají tendenci k delším a špičatějším křídům, zatímco druhy migrující na kratší vzdálenosti či druhy spíše rezidentní mívají křídla kratší a zaoblenější (Winkler & Leisler 1992, Leisler & Winkler 2003).

Je tedy celkem intuitivní tvrdit, že dlouhá křídla ptáků by obecně mohla být vlastností výhodnou pro efektivní let na dlouhé vzdálenosti. Tento předpoklad je skutečně platný, neboť i disperzní vzdálenosti s délkou křídla pozitivně korelují, jak bylo potvrzeno studiemi na úrovni mezidruhov<sup>2</sup> (Paradis et al. 1998, Belliure et al. 2000, Tittler et al. 2009, Garrard et al. 2012) i vnitrodruhov<sup>2</sup> (Nilsson 1989, Skjelseth et al. 2007). Belliure et al. (2000) však zjistili, že korelace disperzních vzdáleností juvenilních ptáků s délkou křídel je signifikantní pouze pro druhy rezidentní. To je zjištění poměrně překvapivé, bereme-li v úvahu, že migranti mají lepší letové schopnosti dané delšími křídly a také u nich byla zjištěna lepší schopnost disperze, jak bylo již zmíněno v předchozí kapitole. Disperzní vzdálenosti jsou podmíněny nejen vlastní délkou křídel, ale také rozpětím křídel v poměru k tělesné hmotnosti, jak ve svém modelu ukázali Garrard et al. (2012). Podle autorů je tato pozitivní korelace dokonce silnější než vztah mezi disperzí a samotnou velikostí těla. Z toho vyplývá, že disperzní vzdálenosti jednotlivých ptačích druhů lze lépe predikovat na základě délky křídel než podle pouhé tělesné velikosti (Tittler et al. 2009).

Význam délky křídel byl prokázán i v rámci jednotlivých druhů, neboť delší křídla podmiňují větší disperzní vzdálenosti sýkory babky (*Parus palustris*; Nilsson 1989) i vrabce domácího (*Passer domesticus*; Skjelseth et al. 2007). Tato souvislost však byla v obou případech pozorována pouze u samic, nikoliv u obou pohlaví. To je zjištění kontrastující s výsledky Dawideita et al. (2009), jejichž model neprokázal, že by samice různých druhů měly delší křídla a tedy lepší letové schopnosti než samci.

Metaanalýza Dawideita et al. (2009) provedená na 47 druzích britských pěvců odhalila, že Kippova vzdálenost<sup>2</sup>, míra délky křídel, se ve vztahu k disperzním vzdálenostem blíží statistické signifikanci. Ovšem nejlepším modelem predikujícím vliv různých morfologických znaků na disperzi je podle výsledků ten model, který zahrnuje Kippovu vzdálenost a zároveň výšku zobáku a délku ocasu jako vysvětlující proměnné. Navíc bylo zjištěno, že čím větší je

---

<sup>2</sup> Kippova vzdálenost je rozdíl mezi nejdelší ruční a první loketní letkou křídla (Winkler a Leisler 1992) a značí délku špičky křídel (Dawideit et al. 2009).

poměr délky křídla a výšky zobáku, tím větší by měly být disperzní vzdálenosti, přičemž tento index zároveň silně koreluje i se vzdálenostmi migračními.

Bylo ukázáno, že ptáci rodu *Sylvia* migrující na dlouhé vzdálenosti mají tendenci k širším (Winkler & Leisler 1992, Böhning-Gaese et al. 2003) a vyšším zobákům (Böhning-Gaese et al. 2003). Winkler & Leisler (1992) ve své studii uvažovali, že širší zobáky migrantů rodu *Sylvia* by mohly být výhodné pro oportunistické využívání velké a pouze zřídka dostupné kořisti nebo že by široké a vysoké zobáky mohly být adaptací na frugivorii, což je mezi ptáky migrujícími na dlouhé vzdálenosti častá potravní strategie (Leisler & Winkler 2003).

Podle Dawideita et al. (2009) však schopnost disperze s výškou zobáku koreluje negativně, a ptáci s nižšími zobáky mají tedy tendenci k šíření na delší vzdálenosti. Podle autorů je možné, že nízké zobáky snižují náklady na let na dlouhé vzdálenosti, nejspíš z hlediska aerodynamiky, a jsou proto pro dlouhé lety evolučně výhodné. Zároveň však Dawideit et al. (2009), podobně jako výše zmínění autoři v případě ptáků rodu *Sylvia*, uvažují, že tím selekčním agens utvářejícím morfologii zobáku by mohl být spíše typ potravy. Protože všechny druhy s nízkými zobáky v jejich studii byly zároveň insektivorní a migranti, je podle těchto autorů obtížné určit, jaký z těchto dvou faktorů by mohl vysvětlit vztah výšky zobáku a schopnosti disperze. Nelze totiž vyloučit primární vliv jak migračního statusu, tak ani typu potravy na disperzní vzdálenosti. Jelikož se totiž většina druhů migrujících ptáků živí hmyzem (Newton 2008, podle Dawideit et al. 2009), je skutečně velmi pravděpodobné, že insektivorie obecně vytváří tlak na delší a nižší zobáky. Garrard et al. (2012) se na základě výsledků jejich vlastní studie, potvrzujících silné pozitivní korelace disperzních vzdáleností s typem potravy, k této hypotéze primárního vlivu typu potravy na vztah výšky zobáku a disperzních vzdáleností přiklání.

Názory týkající se vlivu ocasu na letové schopnosti, a tedy zároveň na migraci i disperzi, nejsou jednotné. Ačkoliv některé výsledky souvislost mezi morfologií ocasu a migračními vzdálenostmi neprokázaly (Thomas & Balmford 1995), jiné přisuzují lepší letové schopnosti a delší migrační vzdálenosti druhům vykazujícím jistou tendenci ke kratším ocasním perům (Winkler & Leisler 1992, Leisler & Winkler 2003) se zakončením čtvercovitého nebo vidlicovitého tvaru (Böhning-Gaese et al. 2003, Leisler & Winkler 2003). S těmito závěry se však rozcházejí výsledky studie Dawideita et al. (2009), která předpokládá větší vzdálenosti disperze u ptáků s okrouhlým či klínovitým ocasem. Nicméně autoři vyjádřili pochybnosti o statistické průkaznosti vztahu mezi schopností disperze a tvarem ocasu. Ve studii Paradise et al. (1998) se prokázala signifikantní pozitivní korelace

disperzních vzdáleností s délkou ocasu, ačkoliv tento výsledek stejně jako pozitivní korelace i s dalšími morfologickými znaky v této studii nepřetrval po odfiltrování vlivu tělesné hmotnosti.

#### 2.5.4. Life-history znaky

Podle Paradise et al. (1998) by disperze pravděpodobně mohla být zahrnuta do *life-history trade-offs*. Jeho metaanalýza totiž ukázala, že po odfiltrování vlivu tělesné hmotnosti počet snůšek za rok negativně koreluje s disperzními vzdálenostmi (obou typů disperze), a tedy plodnější druhy se šíří na kratší vzdálenosti a naopak, a po odfiltrování fylogeneze byl zjištěn také negativní vliv hmotnosti vajec. Paradise et al. (1998) dále zjistili, že s disperzními vzdálenostmi pozitivně koreluje i věk v době nezávislosti a věk při prvním hnízdění. Větší disperzní vzdálenosti by tedy měly mít druhy s pozdějším vývojem, tj. s tendencí vylétat z rodného hnízda a poprvé hnízdit v pozdějším věku.

Na základě výsledků studií hodnotících souvislost disperze a life-history znaků na vnitrodruhové úrovni se nejčastějšími determinanty tohoto vztahu ukázaly být čas líhnutí a velikost snůšky.

Zdá se, že ptáci líhnoucí se ze snůšek v hnízdní sezóně později než jiní mají tendenci šířit se od rodného hnízda na delší vzdálenosti. K tomuto závěru došly studie provedené na poštolce pestré (*Falco sparverius*; Miller & Smallwood 1997), sýkoře koňadře (*Parus major*; Dhondt & Hublé 1968) a samcích racka západního (*Larus occidentalis*; Spear et al. 1998). Nilsson 1989 zjistil, že při porovnání disperzních vzdáleností samců a samic sýkory babky (*Parus palustris*) je zřejmé, že mezi samci se lépe šíří ti, kteří se vylíhli v sezóně později a tito mají také menší tělesnou hmotnost. Naopak, samice, které se vylíhly na začátku sezóny, se šířily dál než samice vylíhnuté uprostřed sezóny. Tento jev lze vysvětlit na základě hypotézy Wasera (1985), podle níž hraje velkou roli populační hustota a kompetice. Samci mají tendenci usadit se co nejdříve po dosažení nezávislosti v co nejtěsnější blízkosti rodného hnízda, a později vylíhnutí ptáci se tedy za volnými stanovišti musí šířit do vzdálenějších míst, aby se vyhnuli kompetici se staršími a zdatnějšími jedinci. Naopak, samice mají čas a možnost šířit se na delší vzdálenosti od rodného hnízda a zvolit nejvhodnější místo pro zahnízdění. Vliv efektu času vylétnutí z hnízda však nebyl potvrzen například u vlaštovky stromové (*Tachycineta bicolor*; Winkler et al. 2005).

Velikost snůšky se v některých vnitrodruhových studiích zdá být negativním determinantem disperzních vzdáleností a jedinci pocházející z malých snůšek se podle těchto studií tedy šíří na větší vzdálenosti, jak bylo zjištěno například u káněte lesního (*Buteo buteo*; Kenward et al. 2001) a u samic lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*; Pärt 1990). Lze to vysvětlit tím, že menší počet vylíhnutých mláďat indikuje méně kvalitní teritorium a jedinci narození v takovémto teritoriu mají větší tendenci šířit se dál od hnízda než jedinci z kvalitního prostředí (Pärt 1990). U jiných druhů, jako například u sýkory babky (*Parus palustris*; Nilsson 1989) či mlynaříka dlouhoocasého (*Aegithalos caudatus*; Sharp et al. 2008), bylo však zjištěno, že disperzní vzdálenosti mohou s velikostí snůšky korelovat naopak pozitivně. Bylo dokázáno, že čím více má samice sýkory babky (*Parus palustris*) samčích sourozenců, což za předpokladu vyrovnaného poměru pohlaví indikuje větší snůšku, tím dál se šíří. Jelikož tento vztah neplatí pro samce, zřejmým vysvětlením není kompetice o prostor, kterou by byli právě samci ovlivněni nejvíce, ale zabránění příbuzenskému křížení (*inbreedingu*). Pokud samice aktivně rozeznávají svoje samčí sourozence, budou disperzní vzdálenosti samic za účelem zabránění *inbreedingu* nutně přímo úměrné počtu samčích sourozenců a jejich teritorií (Nilsson 1989, Pärt 1990).

### 2.5.5. Typ habitatu

Typ habitatu se ve studii Paradise et al. (1998) ukázal být důležitým faktorem ovlivňujícím ptačí disperzi, konkrétně pak disperzi dospělců (*breeding dispersal*), přičemž na disperzi juvenilních jedinců z rodného hnízda (*natal dispersal*) jeho vliv prokázán nebyl. Konkrétně se autoři zaměřili na otázku, jak je schopnost šíření několika desítek druhů britských ptáků ovlivněna jejich preferencí suchých či vlhkých stanovišť. Došli ke zjištění, že druhy obývající vlhké typy habitatů vykazují delší disperzní vzdálenosti dospělých jedinců (*breeding dispersal*) než druhy z habitatů suchých. Vztah vlhkosti habitatu a disperze lze vysvětlit tím, že vlhké habitaty se vyskytují na rozdíl od sušších stanovišť méně kontinuálně, resp. více mozaikovitě, jak v prostoru, tak díky jejich nestálosti i v čase. Druhy preferující pro své hnízdění vlhké habitaty se tak musí za novým hnízdištěm vydat dál (Paradis et al. 1998).

Podobně Bowman (2003) vyjádřil úvahu, že druhy vázané na takový typ habitatu, který má v krajině mozaikovitý či lineární charakter, jako jsou například rákosníci či kulíci závislí na hnízdění podél vodních ploch, se nemohou šířit na nová stanoviště v libovolném směru. Lze tedy předpokládat, že takovéto druhy budou mít za účelem lokalizace příhodného hnízdního habitatu dlouhé disperzní vzdálenosti. Ptáci, které lze považovat za habitatové

generalisty a jejichž preferovaný habitat je v krajině distribuován v dostatečném množství, by se tedy měli šířit na kratší vzdálenosti (Tittler et al. 2009). Nicméně studie provedená na rákosníku velkém (*Acrocephalus arundinaceus*; Hansson et al. 2002) naznačuje opak. Ačkoliv se jedná o migrující druh vázaný na úzký habitat rákosin, je pro něho typická značná věrnost rodnému stanovišti a poměrně krátké disperzní vzdálenosti. Hansson et al. (2002) na základě tohoto překvapivého zjištění tedy považují mozaikovitý typ hnízdního habitatu za faktor podmiňujícím krátké disperzní vzdálenosti.

Dawideit et al. (2009) se ve své studii provedené na několika desítkách druhů britských pěvců kromě jiného zabývali po vzoru Paradise et al. (1998) vlivem vlhkosti a navíc také vlivem otevřenosti habitatu na schopnost disperze juvenilů (*natal dispersal*). Předpokládali, že druhy obývající otevřené biotopy budou mít větší disperzní vzdálenosti než ty z lesních a podobně uzavřených stanovišť, což by mohlo souviset s jejich tělesnou morfologií. Morfologie ptáků totiž, jak již bylo řečeno, do určité míry odráží preferenci určitého typu prostředí a zároveň ovlivňuje letové schopnosti. U druhů obývajících uzavřená stanoviště typu lesů bychom mohli nalézt spíše zaoblenější křídla usnadňující manévrování během letu v hustém porostu, zatímco druhy z otevřenějších habitatů mívají křídla více špičatá (Winkler & Leisler 1992). Stejně tak jako Paradis et al. (1998) ale ani Dawideit et al. (2009) vztah vlhkosti habitatu a vzdáleností disperze juvenilů neodhalili. Podobně autoři nalezli ani vliv otevřenosti habitatu na disperzní schopnosti ptáků.

Jednoznačná interpretace vlivu antropogenní ztráty, degradace či fragmentace přirozených biotopů na schopnost disperze ptáků není snadná, jelikož je nutné brát v úvahu velké množství nejrůznějších faktorů. Bylo dokázáno, že ztráta či fragmentace původního prostředí způsobující nedostatek vegetace preferované pro lov kořisti káněte lesního (*Buteo buteo*; Kenward et al. 2001) či izolaci jednotlivých skupin dropa velkého (*Otis tarda*; Martín et al. 2008) vede tyto ptáky k šíření na delší vzdálenosti. Souvislost mezi disperzními vzdálenostmi a mozaikovitostí lesního habitatu byla prokázána také na populaci brhlíka lesního (*Sitta europaea*; Matthysen et al. 1995), kde se jedinci z populace ve značně fragmentovaném lese šířili na několikanásobně větší vzdálenosti, než je běžné u populace z původního, kontinuálně zalesněného biotopu. Je však známo, že některé jiné druhy lesních ptáků jsou na fragmentaci jejich habitatu naopak velmi citlivé a okrajový habitat a větší mezery v porostu překonávají velice zřídka, pomaleji a méně úspěšně (Bélisle et al. 2001). V takových případech by pak disperzní vzdálenosti měly být ve fragmentovaném prostředí menší než v souvislém habitatu.

### **3. Domovský okrsek**

#### **3.1. Obecně**

Domovský okrsek neboli home-range je definován jako celkový prostor využívaný jedincem při běžných aktivitách, jako je vyhledávání potravy a úkrytu, rozmnožování, vychovávání potomstva či odpočinek (Burt 1943), nebo jednoduše jako areál, uvnitř kterého se jedinec během svého života opakovaně pohybuje (Kenward 2001). V rámci domovských okrsků se rozlišují teritoria, definovaná v nejširším smyslu jako jakékoliv živočichem bráněné území (Noble 1939), které slouží k obraně potravních zdrojů, k páření, ochraně hnízda a výchově potomků (Nice 1941). Stupeň teritoriality lze určit pomocí procenta překryvu domovských okrsků (Schoener 1968), neboť pokud jsou jednotlivé domovské okrsky v celém svém rozsahu bráněny a nepřekrývají se, mohou být považovány zároveň za teritoria (Burt 1943, Odum & Kuenzler 1955). Na základě velikosti a tvaru teritorií a domovských okrsků lze pak popsat, jakým způsobem živočichové využívají prostor kolem sebe (Kenward 2001).

Mezi publikovanými pracemi, které se zabývají problematikou vnímání a využívání prostoru ptáky, existuje nesystematičnost v metodice i terminologii, kdy teritoria a domovské okrsky mnohdy nebývají rozlišovány. Pokud je odhad celkového rozsahu využívání krajiny ptáky založen převážně na měření velikosti teritorií na základě sledování zpívajících samců, velmi snadno dojde k významnému podhodnocení skutečného pohybu daného jedince či druhu v krajině, a tak i k nedostatečnému pochopení jeho ekologie (Anich et al. 2009). Domovské okrsky živočichů totiž obecně bývají větší než bráněná teritoria využívaná především během hnízdní sezóny za účelem páření (Schoener 1968, Ottaviani et al. 2006, Anich et al. 2009). Whitaker & Warkentin (2010) uvádějí, že teritoria velkého množství temperátních a boreálních ptáků bývají relativně malá, o ploše mezi 0,5 a 5 hektary, a obklopená velkými domovskými okrsky rozkládajícími se na ploše mezi 0,5 až 15 hektarů, tedy až třikrát většími. Ottaviani et al. (2006) dokonce zjistil, že domovské okrsky karnivorů jsou v porovnání s jejich teritorií v průměru přibližně až pětikrát a u omnivorů až téměř sedmkrát větší. Během hnízdní sezóny bývají domovské okrsky obecně relativně malé a hnízdící ptáci se při svých výpravách za potravou nevzdalují daleko od hnízda. To může být vysvětleno značnou energetickou náročností letů za potravou za účelem krmení mláďat, či relativní hojností potravy v porovnání například se zimním obdobím (např. Rolando 1998, Wiktander et al. 2001, Whitaker et al. 2007, Sternalski et al. 2008).

## **3.2. Metody měření domovských okrsků a teritorií**

### **3.2.1. Mapování teritoria značených jedinců**

Tato finančně poměrně nenáročná metoda je založena na sledování předem označených zpívajících samců na území jejich teritoria a zanášení jejich lokace do mapy. Je výhodná pro měření teritorií především druhů dobře viditelných a obývajících otevřené habitaty, dále u druhů, u nichž byly pomocí radiotelemetrie zjištěny poměrně malé domovské okrsky neschopných, nebo také u ptáků naopak neschopných nést vysílací zařízení pro radiotelemetrii. Mnohá data získaná touto metodou jsou však nepřesná a zavádějící (Anich et al. 2009).

### **3.2.2. Radiotelemetrie**

Radiotelemetrie je v současnosti asi nejpoužívanější a nejspolehlivější metodou, pomocí níž lze odhadovat pohyb ptáků v krajině, a tedy jejich nároky na prostor (Kenward 2004). Velikosti teritorií zjištěné na základě radiotelemetrie se ukázaly být mnohem větší, než jaké byly naměřeny pomocí mapování. Jelikož radiotelemetrie na rozdíl od mapovacích metod snadno lokalizuje například i kryptické, nezpívající ptáky s velkými nároky na prostor či nesouvislým teritoriem, je metodou poměrně přesnou a spolehlivou (Mazerolle a Hobson 2004, Anich et al. 2009).

Ve většině studií jsou data získaná pomocí radiotelemetrie zpracována za účelem získání rozměrů domovských okrsků pomocí dvou statistických metod, tzv. minimum convex polygons a fixed kernel metody.

### **3.2.3. Minimum convex polygons**

Minimum convex polygons je nejstarší a dříve nejpoužívanější statistická metoda k odhadu velikosti domovských okrsků ptáků (Powell 2000). Jejím principem je vytvoření nejmenšího možného konvexního mnohoúhelníku, který vznikne spojením nejvzdálenějších bodů získaných při sledování daného jedince a který by tedy měl zahrnovat celé známé nebo odhadované území výskytu sledovaného živočicha (Mohr 1947). Tato statistická metoda je snadno aplikovatelná, jednoduchá, ale vytváří pouze hrubé obrysy domovského okrsku. Z nasbíraných dat je použito jen asi 10 % těch nejvzdálenějších, a tím také značně



nestabilních a nespolehlivých, zatímco údaje z vnitřku domovského okrsku a jeho vnitřní stabilní struktury jsou ignorovány. Předpokládá se zde tedy, že jedinci využívají stejným způsobem celé území domovského okrsku vymezeného těmi získanými extrémními hodnotami (Powell 2000). Börger et al. (2006) upozorňují, že tato metoda by ke zjišťování velikosti domovských okrsků neměla být používána a případné výsledky by měly být prezentovány s opatrností. Jelikož zjištěná velikost home-range roste s množstvím záznamů, jsou výsledná data velmi často zatížena chybou.

#### **3.2.4. Fixed-kernel technique**

Podstatou této metody je vynesení hustot záznamů výskytu sledovaného jedince na každý bod pozorování vytyčený v rámci studovaného areálu. To se provádí pomocí pravidelné obdélníkové sítě, kterou jsou překryta získaná data. Na každém z průsečíků této sítě je získán odhad hustoty, která je zprůměrována ze všech hustot překrývajících daný bod (Seaman a Powell 1996).

Tato metoda je považována za nejobektivnější a chybou nejméně zatíženou metodu odhadu velikosti domovských okrsků, poskytující věrohodné výsledky i při malém množství naměřených dat (Börger et al. 2006). Pomocí této metody je tedy možné získat představu o tom, jakým způsobem ptáci skutečně využívají své domovské okrsky či teritoria (Powell 2000)

### **3.3. Determinanty velikosti domovských okrsků**

Pro vysvětlení variability velikosti domovských okrsků či teritorií je nutné zohlednit tělesnou velikost, typ preferované potravy jednotlivých druhů a od toho se odvíjející hustotu a distribuci jejich potravních zdrojů v krajině (McNab 1963, Schoener 1968, Mace & Harvey 1983, Peery 2000, Haskell et al. 2002, Jetz et al. 2004, Ottaviani et al. 2006). Samozřejmě je však zapotřebí brát v úvahu také fyzické a letové schopnosti ptáků umožňující jim vyhledávat preferované zdroje či bránit teritorium (Schoener 1968, Haskell et al. 2002).

#### **3.3.1. Velikost těla**

Velikost, respektive hmotnost těla, se zdá být již při letmé úvaze nejdůležitějším faktorem určujícím velikost domovských okrsků živočichů (McNab 1963, Schoener 1968), neboť

tělesná velikost je kritický faktor podmiňující jejich požadavky na prostor (Biedermann 2003). Hmotnost těla determinuje energetický výdej živočichů, který naopak určuje množství potravních zdrojů, které živočich potřebuje získat pro uspokojení svých energetických nároků (McNab 1963).

McNab (1963) jako jeden z prvních ukázal, že existuje alometrický vztah mezi velikostí domovských okrsků savců a jejich tělesnou hmotností. Vztah logaritmů těchto dvou proměnných se ukázal být lineární se sklonem velmi blízkým hodnotě koeficientu 0,75, který zároveň popisuje vztah rychlosti metabolismu a hmotnosti těla živočichů (West et al. 1997, Brown et al. 2004). Pozdější studie však ukázaly, že koeficient alometrického vztahu<sup>3</sup> mezi teritorií či domovskými okrsky a hmotností těla ptáků je větší než hodnota 0,75; bývá přibližně roven či větší než 1 (Armstrong 1965, Schoener 1968, Mace & Harvey 1983, Ottaviani et al. 2006). U dravců pak Peery (2000) zjistil sklon dokonce o hodnotě až 1,91. Haskell et al. (2002) však uvádějí, že neexistuje žádné univerzální pravidlo ani koeficient pro určení velikosti domovských okrsků. Namísto toho navrhuje pro masožravé druhy ptáků pohybující se v trojrozměrném prostoru rozmezí možných škálovacích hodnot od 1,42 do 1,58 kolísající v závislosti na podmínkách prostředí, pohybové kapacitě daných živočichů a na množství zdrojů. V každém případě však rozměry regresních koeficientů významně převyšující hodnotu 0,75 indikují, že živočichové mají větší nároky na prostor, a tedy domovské okrsky, než by bylo možné usuzovat pouze na základě jejich energetických požadavků determinovaných tělesnou velikostí.

Také Jetz et al. (2004) získali ve studii, kde zkoumali savce jako modelovou skupinu, výsledný škálovací koeficient téměř rovný 1, tedy signifikantně větší než 0,75. Podle těchto autorů je strmější sklon křivky závislosti velikosti domovského okrsku na hmotnosti těla způsoben vzrůstajícími náklady na obranu domovských okrsků. Tyto náklady pak způsobují, že se zvyšující se tělesnou velikostí prudce stoupá procento překryvu domovských okrsků sousedících jedinců, a tím klesá množství zdrojů výhradně využívaných jejich jednotlivými obyvateli. Jetz et al. (2004) tedy navrhuje míru interakce se sousedy jako jeden z hlavních faktorů vysvětlujících škálování využívání prostoru různými skupinami živočichů.

---

<sup>3</sup> Ottaviani et al. (2006) uvádí, že tento alometrický vztah platí pouze pro ptáky, jejichž domovský okrsek je zároveň teritoriem (je tedy v celém svém rozsahu bráněn; tzv. *feeding territory*), nikoliv však pro druhy s nebráněným domovským okrskem. Za zmínku také stojí skutečnost, že i studie Schoenera (1968) vychází pouze z dat týkajících se tohoto typu domovského okrsku, resp. teritoria.

### 3.3.2. Typ potravy

Pro porozumění alometrii mezi velikostí těla a domovského okrsku živočichů je nutné zohlednit jimi preferovaný typ potravy. Sklon regresní přímky tohoto vztahu směrem k vyšším trofickým úrovním roste, a karnivoři tedy mají větší domovské okrsky než herbivoři stejné tělesné hmotnosti (McNab 1963, Schoener 1968, Mace & Harvey 1983, Haskell et al. 2002, Jetz et al. 2004, Ottaviani et al. 2006).

Skutečnost, že hodnoty koeficientu alometrického vztahu mezi velikostí těla a domovského okrsku jsou vyšší než koeficient vztahu velikosti těla a rychlosti metabolismu (0,75), lze vysvětlit klesající hustotou dostupné potravy se vzrůstající tělesnou hmotností konzumenta (Schoener 1968, Haskell et al. 2002). Negativní vztah hustoty potravy a hmotnosti těla by pak měl být nejsilnější u karnivorních ptáků, kteří v porovnání s jinými potravními gildami vykazují nejstrmější sklon škálování velikosti těla a domovského okrsku. Pro masožravce totiž platí pozitivní vztah mezi velikostí predátora a velikostí jeho kořisti a zároveň negativní vztah mezi velikostí kořisti a její abundancí v krajině. To znamená, že kořist větších predátorů by měla být v krajině distribuována vzácněji než kořist predátorů menších (Schoener 1968), přičemž hustota vhodné a dostupné potravy omnivorů a herbivorů přitom podle Schoenera (1968) může být pro větší i menší druhy stejná. Negativní vztah velikosti konzumenta a množství dostupných potravních zdrojů byl však zamítnut Jetzem et al. (2004), kteří namísto toho postulují, že druhově specifické množství potravních zdrojů v rámci domovského okrsku savců a živočichů obecně je na velikosti těla zcela nezávislé.

Peery (2000) ve studii zahrnující různé druhy dravých ptáků dokládá, že existuje pozitivní vztah mezi podílem ptačí kořisti v potravě a velikostí domovských okrsků dravců. Karnivoři lovící ptáky tedy využívají rozsáhlejší prostor než jiní stejně velcí masožravci živící se savci nebo bezobratlými. To lze vysvětlit tím, že ptáci jsou v krajině méně abundantní nežli savci o stejné velikosti (Greenwood et al. 1996, Silva et al. 1997). Dalším důvodem by mohla být skutečnost, že dravci živící se ptáky jsou spíše specialisté, kteří na rozdíl od jiných dravců nejsou v případě nedostatku potravy schopni přeorientovat se na jinou kořist vyskytující se ve stejném prostředí, a jsou tak nuceni rozšířit svůj lovný okrsek (Korpimäki & Marti 1995). Je tedy patrné, že existuje variabilita v rámci jednotlivých trofických úrovní a že tato může být pro variabilitu ve velikostech domovských okrsků stejně významná jako variabilita mezi těmito úrovněmi, jako je tomu kupříkladu u karnivorů v porovnání s herbivory (Peery 2000).

Z výše uvedeného vyplývá, že jakýkoliv faktor, který vede ke snížení celkového množství zdrojů či ke zvýšení jejich prostorové segregace, bude mít za následek rozšíření

plochy domovského okrsku za účelem zisku stejného množství zdrojů (Barraquand & Murrell 2011), i když tento trend neplatí ve všech případech. Například Mazerolle & Hobson (2004) zjistili, že velikost teritoria lesňáčků oranžovotemenných není ovlivněna množstvím biomasy potravy těchto ptáků, kterou tvoří převážně členovci. Stejně tak ani velikost domovských okrsků australských lelčků (*Aegotheles cristatus*) se nezdá být podmíněna abundancí jejich terestrické potravy (Doucette 2010).

### 3.3.3. Fragmentace habitatu

Fragmentace habitatu a s ní spojený pokles hustoty zdrojů v krajině či nízká kvalita a produktivita prostředí vedou k rozšíření plochy domovských okrsků ptáků (Schoener 1968, Haskell et al. 2002). Nutnost kompenzace ztráty habitatu se nejvýrazněji dotýká velkých ptáků, a tím spíše velkých karnivorních druhů. Herbivoři jsou na rozdíl od nich schopni v případě ztráty svého preferovaného prostředí rozšířit svůj okrsek o dva až tři řády (Haskell et al. 2002).

Určitý podíl nevyhovujícího habitatu ve fragmentované krajině může způsobovat zvětšení jednotlivých teritorií, a tedy menší abundance jedinců v dané krajině. Fragmentace prostředí vedoucí k redukci velikosti populace na daném místě má proto podstatné dopady na ekologii druhu, které by měly být brány v úvahu při ochrannářském plánování (Anich et al. 2009). Mělo by být pomatováno na zachování natolik rozsáhlých fragmentů původního habitatu, aby dokázaly pojmout domovské okrsky jednotlivých druhů (Vitz & Rodewald 2010). Zůstává otázkou, jakého stupně může fragmentace habitatu dosáhnout, aby byly domovské okrsky v takovémto prostředí pro své majitele obhájitelné a stále ekonomicky výhodné (Wiktander et al. 2001). Ztráta habitatu může mít nejrůznější dopady, a to v závislosti na jejím rozsahu, na kvalitě alternativních habitatů ve smyslu nabídky potravy i vhodných míst k hnízdění, či na sociálních faktorech podmiňujících velikost domovských okrsků (Bruun & Smith 2003).

Anich et al. (2010) na příkladu lesňáčka světlebrvého ukázali, že přítomnost souvislého a hustého podrostu je důležitější než konkrétní typ vegetace. Mozaikovitý či lineární habitat neposkytuje těmto ptákům dostatek potravních zdrojů, a nutí je tak podnikat delší lety za preferovaným kvalitním prostředím. Leonard et al. (2008) uvádějí, že na jimi studovaném území boreálního lesa dosahovala teritoria habitatového generalisty lesňáčka černohlavého (*Dendroica striata*) největších rozměrů v nejnarušenější krajině, a podobně také lesňáček olšový (*Seiurus noveboracensis*), druh vázaný na lužní prostředí, reagoval na nárůst podílu

těženého lesa rozšířením rozsahu teritoria až o 800 %. Ztráta přirozeného prostředí odlesněním, a tedy větší podíl otevřeného habitatu, způsobuje zvětšení domovského okrsku i sýkory lužní (*Parus montanus*; Siffczyk et al. 2003). Obecně řečeno, zhoršená kvalita habitatu indikovaná nedostatkem preferované vegetace potřebné k získávání potravy či zakládání hnízd vede ke zvětšení rozsahu domovských okrsků různých druhů ptáků (Pasinelli 2000, Bruun & Smith 2003, Glenn et al. 2004, Whitaker et al. 2007, Suedkamp Wells et al. 2008, Minderman et al. 2010).

Studie na sýci americkém (*Aegolius acadicus*; Hinam & Clair 2008) však ukazuje naopak negativní vliv míry fragmentace krajiny, odlesnění a množství okrajového habitatu na velikost domovských okrsků tohoto druhu, což může být vysvětleno mj. větším rizikem predace v otevřených, odlesněných částech habitatu. Dalším vysvětlením negativního vlivu mozaikovitosti habitatu na velikost domovského okrsku by mohla být možnost, že takto pozměněná krajina nabízí ptákům více zdrojů, než kolik by měli k dispozici v jejich přirozeném, souvislém habitatu, a proto jim mohou postačovat relativně malé domovské okrsky (Leonard et al. 2008).

### **3.3.4. Life-history znaky**

Ačkoliv je více než zřejmé, že velikost domovských okrsků či teritorií ptáků je vymezena primárně jejich potravními nároky a množstvím dostupných zdrojů, Schoener (1968) vyslovil hypotézu, že by mohla existovat spojitost mezi velikostí snůšky a velikostí teritoria či home-range, neboť čím více potomků by hnízdící pár ptáků dané velikosti a potravní gildy vychovával, tím větší prostor by potřeboval pro získávání potravy. Nicméně v žádném případě mezi všežravými ani dravými temperátními ptáky nebyl potvrzen signifikantní vztah. Stejně tak ani Leary et al. (1998) ve studii provedené na káni královské (*Buteo regalis*) nepotvrdili jakýkoliv vliv velikosti snůšky na variabilitu ve velikostech domovských okrsků tohoto druhu.

Schoener (1968) také uvažoval, že by velikost domovského okrsku nebo teritoria mohla být ovlivněna množstvím jedinců bránících teritorium nebo krmících mladé. Pokud by se na obraně teritoria či krmení mláďat aktivně podíleli oba členové páru, bylo by možné vlastnit území větší, než kdyby tyto funkce byly zastávány pouze jedním z nich. Nicméně stejně tak jako vliv velikosti snůšky ani tento předpoklad nebyl potvrzen.

#### **4. Vztah mezi velikostí domovského okrsku a disperzní vzdáleností**

Již poměrně dlouhou dobu je znám pozitivní alometrický vztah mezi velikostí těla a (1) velikostí teritoria (či domovských okrsků) (Armstrong 1965, Schoener 1968, Mace & Harvey 1983, Haskell et al. 2002, Ottaviani et al. 2006, Peery 2000) a (2) disperzními vzdálenostmi ptáků (Sutherland et al. 2000). Bowman (2003) jako první vyslovil hypotézu, že pokud jsou velikosti teritoria (konkrétně teritoria, které je zároveň domovským okrskem) a disperzní vzdálenosti ptáků ovlivňovány různými vlastnostmi daného druhu stejnou měrou, měl by mezi těmito dvěma typy pohybu v krajině navzájem existovat určitý vztah i po odfiltrování vlivu tělesné hmotnosti. Již v dřívější podobné studii, provedené na savcích, Bowman et al. (2002) zjistili, že maximální i střední hodnoty disperzních vzdáleností savců jsou úměrné velikosti jejich domovských okrsků. Bowman (2003) se proto rozhodl testovat, zdali lze tyto vztahy aplikovat i na ptáky.

Po odfiltrování vlivu tělesné hmotnosti našel mezi velikostí teritoria a maximem disperzních vzdáleností rezidentních druhů pozitivní vztah, a to se sklonem 0,35. Mezi velikostí těla a mediánem vzdáleností disperze u všech druhů nezávisle na migračním statusu pak zjistil sklon 0,5.

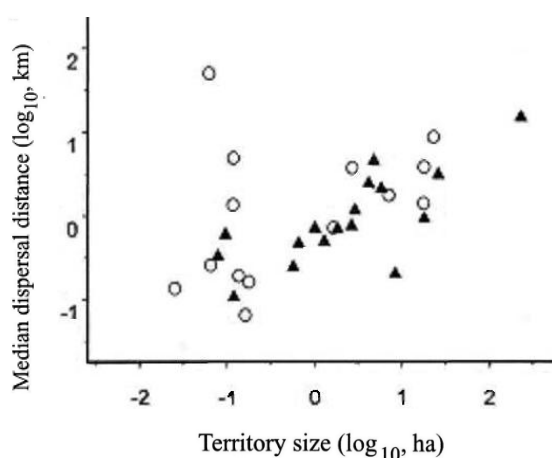
Za použití rovnice

$$Y = a.X^b$$

kde  $Y$  je závislá proměnná a  $X$  nezávislá proměnná,  $a$  je škálovací konstanta odvozená z interceptu regrese v logaritmicko-logaritmickém měřítku a  $b$  je konstanta odpovídající sklonu regresní přímky, a po transformaci z logaritmického na lineární tvar bylo zjištěno, že medián, resp. maximum, disperzních vzdáleností savců je roven sedminásobku, resp. čtyřicetinasobku, velikosti jejich domovských okrsků (přesněji řečeno jejich druhé odmocnině, neboť se jedná o plošnou míru) (Bowman et al. 2002). V případě ptáků Bowman (2003) získal při stejném postupu izometrický vztah mezi střední hodnotou disperzních vzdáleností a odmocninou velikosti teritoria jakožto

$$\text{medián disperzní vzdálenosti} = 12 \sqrt{(\text{velikost teritoria})}.$$

Jak je patrné z grafu na obr. 2, vztah disperze a velikosti teritoria je silnější u rezidentů. Na rozdíl od migrantů byl u rezidentních druhů potvrzen pozitivní vztah také maximálních disperzních vzdáleností a velikosti teritoria. Tento vztah je však alometrický, tedy po transformaci z logaritmů nelineární. Kdybychom jej ale převedli do izometrického tvaru, podíl mezi těmito dvěma proměnnými by byl 200, tedy pětinašobek téhož vztahu pro savce, což vypovídá o několikanásobně větší disperzní kapacitě ptáků.



**Obr. 2:** Vztah velikosti teritoria a mediánu disperzních vzdáleností. Na obou osách jsou reziduály poté, co byl odfiltrován vliv tělesné hmotnosti (kg). Rezidenti ▲; migranti ○. Převzato ze studie Bowman (2003).

Vztah mezi mediánem disperzních vzdáleností a velikostí teritoria se zdá být velmi silný, a to dokonce více než vztah mezi disperzní vzdáleností a hmotností těla jak u savců (Bowman et al. 2002), tak i u ptáků (Bowman 2003). Bowman et al. (2002) přisuzují tento vztah vagilitě, jejíž variabilita se projeví právě po odfiltrování vlivu velikosti, resp. hmotnosti těla, na disperzní vzdálenosti i velikost domovských okrsků či teritorií. Bowman (2003) navrhuje dvě hypotézy, které by mohly vztah mezi disperzními vzdálenostmi a velikostí domovských okrsků či teritorií vysvětlovat. Tou první z hypotéz je stejně jako u Bowmana et al. (2002) možný vliv vrozené pohyblivosti jednotlivých druhů - různé vlastnosti druhu jako typ potravy nebo tělesná morfologie by mohly mít stejný efekt jak na disperzi ptáků, tak i na pohyby jedinců uvnitř jejich domovského okrsku či teritoria. Tyto dva typy pohybu by pak spolu tedy mohly ve svém rozsahu korelovat.

Alternativní hypotéza říká, že by disperzní vzdálenost mohla být funkcí prostorové distribuce volných teritorií. Tato hypotéza je založena na předpokladu, že všechna teritoria v dané populaci jsou stejně velká a sousedí spolu. Pozitivní vztah by pak vznikl v případě, kdy by v dané populaci existovala pravidelná distribuce volných teritorií a každé i-té teritorium směrem od rodného by bylo tím nejbližším volným. Velká teritoria by tak byla od sebe vzdálenější než teritoria malá, a tedy i disperzní vzdálenosti z rodných hnízd do nových by nutně musely být větší. Jelikož však hypotéza volných teritorií vyžaduje splnění různých předpokladů a podmínek, podle Bowmana (2003) pravděpodobnějším zůstává vysvětlení založené na vagilitě ptáků.

Ačkoliv byl pozitivní vztah mezi velikostí domovského okrsku a disperzní vzdáleností poměrně nedávno potvrzen i na vnitrodruhové úrovni ve studii populace motáka pochopa (*Circus aeruginosus*; Sternalski et al. 2008), souvislost mezi disperzními vzdálenostmi a velikostí domovských okrsků či teritorií ptáků je jinak velice málo prozkoumané téma, kterému s výjimkou výše zmíněných prací dosud nebyla věnována pozornost. Na základě znalosti jednotlivých faktorů podmiňujících schopnost disperse ptáků a velikost domovských okrsků lze však nastínit, jaké z těchto faktorů by mohly mít vliv na obojí současně, a tedy určovat danou úměru. Bowman (2003) vyjádřil úvahu, že by tím společným jmenovatelem mohl být typ potravy nebo pohyblivost druhu dána například jeho morfologií. Lze předpokládat, že druhy ptáků, které mají tvar těla zvyšující náklady na let, jako jsou například dlouhá měkká ocasní pera (Norberg 1995) a podobné excesivní struktury nebo krátká křídla, budou za potravou v rámci svého okrsku i během disperse létat na kratší vzdálenosti než druhy díky své morfologii vysoce pohyblivé.

Jak již bylo ukázáno v předchozích kapitolách, velikost domovského okrsku či teritoria (Schoener 1968) a disperzní vzdálenosti (Sutherland et al. 2000) škálují pozitivně alometricky s tělesnou hmotností, nicméně v obou případech je nutné uvažovat zároveň i typ potravy daného druhu. V obou případech mají masožravci větší nároky na prostor a vykazují větší letové vzdálenosti než omnivoři stejné velikosti, a ti naopak udržují větší domovské okrsky a mají lepší schopnost disperse než stejně velcí herbivoři, jak jsem vysvětlila výše. Proto je nasnadě domnívat se, že právě typ potravy a její distribuce v krajině, tedy klíčové faktory určující prostorové nároky jednotlivých druhů, by mohly být hlavními determinanty proporcionality velikosti domovského okrsku či teritoria a disperzní vzdálenosti.



## 5. Závěr

Disperzní vzdálenosti i velikosti domovských okrsků živočichů jsou zásadními ekologickými znaky druhů vypovídajícími o měřítku jejich vnímání krajiny a umožňují lokaci živočicha do prostředí, které mu poskytne dostatek hnízdních či potravních zdrojů.

Na schopnosti disperze se podílí současně velké množství různých behaviorálních, sociálních, morfologických, fyziologických i environmentálních faktorů, které spolu v různých podmínkách interagují, což znesnadňuje pochopení faktorů ovlivňujících schopnost disperze ptáků. Tato práce měla za cíl objasnit vliv funkčních znaků ptačích druhů na jejich schopnost šíření. Větší ptáci, migranti a druhy s morfologií minimalizující náklady na efektivní let mají větší disperzní vzdálenosti. Stejně tak i druhy, které se nacházejí na vyšší trofické úrovni a jejichž potravní zdroje či preferovaný typ habitatu jsou v prostoru distribuovány vzácněji, vykazují lepší schopnost šíření. Právě na příkladu disperze je však patrné, jak spolu jednotlivé funkční znaky navzájem souvisí a jak je obtížné přisoudit větší či menší váhu vlivu jen některých z nich. Velikost domovských okrsků a teritorií se naproti tomu zdá být ovlivňována téměř výhradně energetickými požadavky ptáků na jejich prostředí, a tedy tělesnou velikostí determinující větší nároky na množství přijaté energie, typem jejich potravní gildy, abundancí preferované potravy v krajině i kvalitou prostředí.

Ačkoliv existuje poměrně velké množství vědeckých prací poskytujících data o disperzních vzdálenostech či rozsahu domovských okrsků jednotlivých druhů ptáků, komparativních studií odhalujících vliv jednotlivých funkčních znaků na tyto dvě proměnné bylo dosud provedeno jen několik. Konkrétně pak vztahem mezi disperzními vzdálenostmi a velikostí teritorií či domovských okrsků se, pokud je mi dobře známo, zabýval pouze jeden kolektiv autorů, a to na savcích (Bowman et al. 2002) a následně i na ptácích (Bowman 2003). Do budoucna by tedy bylo přínosné zaměřit se v rámci dalšího výzkumu na mezidruhovou variabilitu v disperzních schopnostech a velikostech domovských okrsků ptáků a na určení konkrétních faktorů, které vztah domovských okrsků a disperzních vzdáleností ptáků determinují. Na základě znalosti jednotlivých vlastností ptačích druhů je totiž možné předpovídat, do jaké míry budou různé druhy ovlivněny změnou jejich životního prostředí vlivem antropogenní fragmentace a degradace krajiny či působením recentně probíhajících i budoucích klimatických změn.

## 6. Seznam literatury

Sekundárně citovaná literatura označena \*

- Angert A. L., Crozier L. G., Rissler L. J., Gilman S. E., Tewksbury J. J. & Chunco A. J.** (2011) Do species' traits predict recent shifts at expanding range edges? *Ecology Letters*, **14**(7): 677-689.
- Anich N. M., Benson T. J. & Bednarz J. C.** (2009) Estimating territory and home-range sizes: Do singing locations alone provide an accurate estimate of space use? *The Auk*, **126**(3): 626-634.
- Anich N. M., Benson T. J. & Bednarz J. C.** (2010) Factors influencing home-range size of Swainson's Warblers in Eastern Arkansas. *The Condor*, **112**(1): 149-158.
- Armstrong J. T.** (1965) Breeding home range in the Nighthawk and other birds: Its evolutionary and ecological significance. *Ecology*, **46**(5): 619-629.
- Barraquand F. & Murrell D. J.** (2011) Evolutionary stable consumer home range size in relation to resource demography and consumer spatial organization. *Theoretical Ecology*, doi: 10.1007/s12080-011-0148-7.
- Bélisle M., Desrochers A. & Fortin M.-J.** (2001) Influence of forest cover on the movements of forest birds: A homing experiment. *Ecology*, **82**(7): 1893-1904.
- Belliure J., Sorci G., Møller A. P. & Clobert J.** (2000) Dispersal distances predict subspecies richness in birds. *Journal of Evolutionary Biology*, **13**(3): 480-487.
- Biedermann R.** (2003) Body size and area-incidence relationships: Is there a general pattern? *Global Ecology and Biogeography*, **12**(5): 381-387.
- Böhning-Gaese K., Caprano T., van Ewijk K. & Veith M.** (2006) Range size: Disentangling current traits and phylogenetic and biogeographic factors. *The American Naturalist*, **167**(4): 555-567.
- Böhning-Gaese K., Schuda M. D. & Helbig A. J.** (2003) Weak phylogenetic effects on ecological niches of *Sylvia* warblers. *Journal of Evolutionary Biology*, **16**(5): 956-965.
- Börger L., Franconi N., De Michele G., Gantz A., Meschi F., Manica A., Lovari S. & Coulson T.** (2006) Effects of sampling regime on the mean and variance of home range size estimates. *Journal of Animal Ecology*, **75**(6): 1393-1405.
- Bowman J.** (2003) Is dispersal distance of birds proportional to territory size? *Canadian Journal of Zoology*, **81**(2): 195-202.
- Bowman J., Jaeger J. A. G. & Fahrig L.** (2002) Dispersal distance of mammals is proportional to home range size. *Ecology*, **83**(7): 2049-2055.
- Brown J. H., Gillooly J. F., Allen A. P., Savage V. M. & West G. B.** (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, **85**(7): 1771-1789.

- Bruun M. & Smith H. G.** (2003) Landscape composition affects habitat use and foraging flight distances in breeding European starlings. *Biological Conservation*, **114**(2): 179-187.
- Burt W. H.** (1943) Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*, **24**(3): 346-352.
- Calmaestra R. G. & Moreno E.** (2000) Ecomorphological patterns related to migration: A comparative osteological study with passerines. *Journal of Zoology*, **252**(4): 495-501.
- Caswell H., Lensink R. & Neubert M. G.** (2003) Demography and dispersal: Life table response experiments for invasion speed. *Ecology*, **84**(8): 1968-1978.
- Clarke A. L., Sæther B.-E. & Røskaft E.** (1997) Sex biases in avian dispersal: A reappraisal. *Oikos*, **79**(3): 429-438.
- Clobert J., Danchin E., Dhondt A. A. & Nichols J. D.** (2001) Dispersal. *Oxford University Press*, New York.
- Dale S., Lunde A. & Steifetten Ø.** (2005) Longer breeding dispersal than natal dispersal in the ortolan bunting. *Behavioral Ecology*, **16**(1): 20-24.
- Dale S., Steifetten Ø., Osiejuk T. S., Losak K. & Cygan J. P.** (2006) How do birds search for breeding areas at the landscape level? Interpatch movements of male ortolan buntings. *Ecography*, **29**(6): 886-898.
- Dawideit B. A., Phillimore A. B., Laube I., Leisler B. & Böhning-Gaese K.** (2009) Ecomorphological predictors of natal dispersal distances in birds. *Journal of Animal Ecology*, **78**(2): 388-395.
- Dhondt A. A. & Hublé J.** (1968) Fledging-date and sex in relation to dispersal in Great Tits. *Bird Study*, **15**(3): 127-134.
- Dingle H. & Drake V. A.** (2007) What is migration? *Bioscience*, **57**(2): 113-121.
- Doucette L. I.** (2010) Home range and territoriality of Australian owlet-nightjars *Aegotheles cristatus* in diverse habitats. *Journal of Ornithology*, **151**(3): 673-685.
- Gammon D. E. & Maurer B. A.** (2002) Evidence for non-uniform dispersal in the biological invasions of two naturalized North American bird species. *Global Ecology and Biogeography*, **11**(2): 155-161.
- Garrard G. E., McCarthy M. A., Vesk P. A., Radford J. Q. & Bennett A. F.** (2012) A predictive model of avian natal dispersal distance provides prior information for investigating response to landscape change. *Journal of Animal Ecology*, **81**(1): 14-23.
- Glenn E. M., Hansen M. C. & Anthony R. G.** (2004) Spotted owl home-range and habitat use in young forests of western Oregon. *Journal of Wildlife Management*, **68**(1): 33-50.
- Greenwood J. J. D., Gregory R. D., Harris S., Morris P. A. & Yalden D. W.** (1996) Relations between abundance, body size, and species number in British birds and mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Biological Sciences*, **351**(1337): 265-278.

- Greenwood P. J.** (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, **28**(4): 1140-1162.
- Greenwood P. J. & Harvey P. H.** (1982) The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **13**: 1-21.
- Hansson B., Bensch S., Hasselquist D. & Nielsen B.** (2002) Restricted dispersal in a long-distance migrant bird with patchy distribution, the great reed warbler. *Oecologia*, **130**(4): 536-542.
- Haskell J. P., Ritchie M. E. & Olff H.** (2002) Fractal geometry predicts varying body size scaling relationships for mammal and bird home ranges. *Nature*, **418**: 527-530.
- Hastings A., Cuddington K., Davies K. F., Dugaw C. J., Elmendorf S., Freestone A., Harrison S., Holland M., Lambrinos J., Malvadkar U., Melbourne B. A., Moore K., Taylor C. & Thomson D.** (2005) The spatial spread of invasions: New developments in theory and evidence. *Ecology Letters*, **8**(1): 91-101
- Hengeveld R.** (1993) What to do about the North American invasion by the Collared Dove? *Journal of Field Ornithology*, **64**(4): 477-489.
- Hinam H. L. & Clair C. C.** (2008) High levels of habitat loss and fragmentation limit reproductive success by reducing home range size and provisioning rates of Northern saw-whet owls. *Biological Conservation*, **141**(2): 524-535.
- Jetz W., Carbone C., Fulford J. & Brown J. H.** (2004) The scaling of animal space use. *Science*, **306**(5694): 266-268.
- Kenward R. E.** (2001) A Manual for Wildlife Radiotracking. *Academic Press*, London.
- Kenward R. E.** (2004) Radio-tagging. In: Sutherland W. J., Newton I. & Green R. E. (eds.) Bird ecology and conservation: A handbook of techniques. *Oxford University Press*, Oxford, 141-160.
- Kenward R. E., Rushton S. P., Perrins C. M., Macdonald D. W. & South A. B.** (2002) From marking to modelling: Dispersal study techniques for land vertebrates. In: Bullock J. M., Kenward R. E. & Hails R. S. (eds.) Dispersal Ecology: The 42nd Symposium of the British Ecological Society. *Blackwell Publishing*, Oxford, 50-71.
- Kenward R. E., Walls S. S. & Hodder K. H.** (2001) Life path analysis: Scaling indicates priming effects of social and habitat factors on dispersal distances. *Journal of Animal Ecology*, **70**(1): 1-13.
- Koenig W. D., Vuren D. V. & Hooge P. N.** (1996) Detectability, philopatry, and the distribution of dispersal distances in vertebrates. *Trends in Ecology and Evolution*, **11**(12): 514-517.
- Korpimäki E. & Marti C. D.** (1995) Geographical trends in trophic characteristics of mammal-eating and bird-eating raptors in Europe and North America. *The Auk*, **112**(4): 1004-1023.
- Kot M., Lewis M. A. & Van den Driessche P.** (1996) Dispersal data and the spread of invading organisms. *Ecology*, **77**(7): 2027-2042.

- Leary A. W., Mazaika R. & Bechard M. J.** (1998) Factors affecting the size of Ferruginous Hawk home ranges. *Wilson Bulletin*, **110**(2): 198-205.
- Leisler B. & Winkler H.** (2003) Morphological consequences of migration in passerines. In: Berthold P., Gwinner E. & Sonnenschein E. (eds.) *Avian Migration*. Springer, Berlin, 175-186.
- Lensink R.** (1997) Range expansion of raptors in Britain and the Netherlands since the 1960s: Testing an individual-based diffusion model. *Journal of Animal Ecology*, **66**(6): 811-826.
- Lensink R.** (1998) Temporal and spatial expansion of the Egyptian Goose *Alopochen aegyptiacus* in the Netherlands, 1967 – 94. *Journal of Biogeography*, **25**(2): 251-263.
- Leonard T. D., Taylor P. D. & Warkentin I. G.** (2008) Landscape structure and spatial scale affect space use by songbirds in naturally patchy and harvested boreal forests. *The Condor*, **110**(3): 467-481.
- Mace G. M. & Harvey P. H.** (1983) Energetic constraints on home-range size. *The American Naturalist*, **121**(1): 120-132.
- Martín C. A., Alonso J. C., Alonso J. A., Palacín C., Magaña M. & Martín B.** (2008) Natal dispersal in great bustards: The effect of sex, local population size and spatial isolation. *Journal of Animal Ecology*, **77**(2): 326-334.
- Matthysen E., Adriaensen F. & Dhondt A. A.** (1995) Dispersal distances of nuthatches, *Sitta europaea*, in a highly fragmented forest habitat. *Oikos*, **72**(3): 375-381.
- Mazerolle D. F. & Hobson K. A.** (2004) Territory size and overlap in male Ovenbirds: Contrasting a fragmented and contiguous boreal forest. *Canadian Journal of Zoology*, **82**(11): 1774-1781.
- McNab B. K.** (1963) Bioenergetics and the determination of home range size. *The American Naturalist*, **97**(894): 133-140.
- Miller K. E. & Smallwood J. A.** (1997) Natal dispersal and philopatry of southeastern American Kestrels in Florida. *Wilson Bulletin*, **109**(2): 226-232.
- Minderman J., Reid J. M., Hughes M., Denny M. J. H., Hogg S., Evans P. G. H. & Whittingham M. J.** (2010) Novel environment exploration and home range size in starlings *Sturnus vulgaris*. *Behavioral Ecology*, **21**(6): 1321-1329.
- Mohr C. O.** (1947) Table of equivalent populations of North American small mammals. *American Midland Naturalist*, **37**(1): 223- 249.
- Mönkkönen M.** (1995) Do migrant birds have more pointed wings? A comparative study. *Evolutionary Ecology*, **9**(5): 520-528.
- Nathan R.** (2001) The challenges of studying dispersal. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**(9): 481-483.
- Negro J. J., Hiraldo F. & Donazar J. A.** (1997) Causes of natal dispersal in the lesser kestrel: Inbreeding avoidance or resource competition? *Journal of Animal Ecology*, **66**(5): 640-648.
- \*Newton I.** (2008) The migration ecology of birds. *Academic Press*, London.

- Nice M. M.** (1941) The role of territory in bird life. *American Midland Naturalist*, **26**(3): 441-487.
- Nilsson J.-Å.** (1989) Causes and consequences of natal dispersal in the marsh tit, *Parus palustris*. *Journal of Animal Ecology*, **58**(2): 619-636.
- Noble G. K.** (1939) The role of dominance in the social life of birds. *The Auk*, **56**(3): 263-273.
- Norberg U. M.** (1995) How a long tail and changes in mass and wing shape affect the cost for flight in animals. *Functional Ecology*, **9**(1): 48-54.
- \*O'Connor R. J.** (1985) Behavioural regulation of bird populations: A review of habitat use in relation to migration and residency. In: Sibly R. M. & Smith R. H. (eds.) *Behavioral Ecology: Ecological Consequences of Adaptive Behaviour*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 105-142.
- Odum E. P. & Kuenzler E. J.** (1955) Measurement of territory and home range size in birds. *The Auk*, **72**(2): 128-137.
- Ottaviani D., Cairns S. C., Oliverio M. & Boitani L.** (2006) Body mass as a predictive variable of home-range size among Italian mammals and birds. *Journal of Zoology*, **269**(3): 317-330.
- Paradis E., Baillie S. R., Sutherland W. J. & Gregory R. D.** (1998) Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *Journal of Animal Ecology*, **67**(4): 518-536.
- Pärt T.** (1990) Natal dispersal in the Collared Flycatcher: Possible causes and reproductive consequences. *Ornis Scandinavica*, **21**(2): 83-88.
- Pasinelli G.** (2000) Oaks (*Quercus* sp.) and only oaks? Relations between habitat structure and home range size of the middle spotted woodpecker (*Dendrocopos medius*). *Biological Conservation*, **93**(2): 227-235.
- Peach W. J., Hanmer D. B. & Oatley T. B.** (2001) Do southern African songbirds live longer than their European counterparts? *Oikos*, **93**(2): 235-249.
- Peery M. Z.** (2000) Factors affecting interspecies variation in home-range size of raptors. *The Auk*, **117**(2): 511-517.
- Powell R. A.** (2000) Animal home ranges and territories and home range estimators. In: Boitani L. & Fuller T. K. (eds.) *Research Techniques in Animal Ecology*. Columbia University Press, New York, 65-110.
- Rolando A.** (1998) Factors affecting movements and home ranges in the jay (*Garrulus glandarius*). *Journal of Zoology*, **246**(3): 249-257.
- Schoener T. W.** (1968) Sizes of feeding territories among birds. *Ecology*, **49**(1): 123-141.
- Seaman D. E. & Powell R. A.** (1996) An evaluation of the accuracy of kernel density estimators for home range analysis. *Ecology*, **77**(7): 2075-2085.
- Sharp S. P., Baker M. B., Hadfield J. D., Simeoni M. & Hatchwell B. J.** (2008) Natal dispersal and recruitment in a cooperatively breeding bird. *Oikos*, **117**(9): 1371-1379.

- Siffczyk C., Brotons L., Kangas K. & Orell M.** (2003) Home range size of willow tits: A response to winter habitat loss. *Oecologia*, **136**(4): 635-642.
- Silva M., Brown J. H. & Downing J. A.** (1997) Differences in population density and energy use between birds and mammals: A macroecological perspective. *Journal of Animal Ecology*, **66**(3): 327-340.
- Skjelseth S., Ringsby T. H., Tufto J., Jensen H. & Sæther B.-E.** (2007) Dispersal of introduced house sparrows *Passer domesticus*: An experiment. *Proceedings of the Royal Society, Biological Sciences*, **274**(1619): 1763-1771.
- Spear L. B., Pyle P. & Nur N.** (1998) Natal dispersal in the western gull: Proximal factors and fitness consequences. *Journal of Animal Ecology*, **67**(2): 165-179.
- Sternalski A., Bavoux C., Burneleau G. & Bretagnolle V.** (2008) Philopatry and natal dispersal in a sedentary population of western marsh harrier. *Journal of Zoology*, **274**(2): 188-197.
- Suedkamp Wells K. M., Millspaugh J. J., Ryan M. R. & Hubbard M. W.** (2008) Factors affecting home range size and movements of post-fledging grassland birds. *The Wilson Journal of Ornithology*, **120**(1): 120-130.
- Sutherland G. D., Harestad A. S., Price K. & Lertzman K. P.** (2000) Scaling of natal dispersal distances in terrestrial birds and mammals. *Conservation Ecology*, **4**(1): 16. (online) URL: <http://www.consecol.org/vol14/iss11/art16>.
- Thomas A. L. R. & Balmford A.** (1995) How natural selection shapes birds' tails. *The American Naturalist*, **146**(6): 848-868.
- Tittler R., Fahrig L. & Villard M.-A.** (2006) Evidence of large-scale source-sink dynamics and long-distance dispersal among wood thrush populations. *Ecology*, **87**(12): 3029-3036.
- Tittler R., Villard M.-A. & Fahrig L.** (2009) How far do songbirds disperse? *Ecography*, **32**(6): 1051-1061.
- Van den Bosch F., Hengeveld R. & Metz J. A. J.** (1992) Analysing the velocity of animal range expansion. *Journal of Biogeography*, **19**(2): 135-150.
- Veech J. A., Small M. F. & Baccus J. T.** (2011) The effect of habitat on the range expansion of a native and an introduced bird species. *Journal of Biogeography*, **38**(1): 69-77.
- Veit R. R. & Lewis M. A.** (1996) Dispersal, population growth, and the Allee effect: Dynamics of the House Finch invasion of eastern North America. *The American Naturalist*, **148**(2): 255-274.
- Vitz A. C. & Rodewald A. D.** (2010) Movements of fledgling Ovenbirds (*Seiurus aurocapilla*) and Worm-eating Warblers (*Helmitheros vermivorum*) within and beyond the natal home range. *The Auk*, **127**(2): 364-371.
- Waser P. M.** (1985) Does competition drive dispersal? *Ecology*, **66**(4): 1170-1175.
- \*Weatherhead P. J. & Forbes M. R. L.** (1994) Natal philopatry in passerine birds: genetic or ecological influences? *Behavioral Ecology*, **5**(4): 426-433.

- Wehtje W.** (2003) The range expansion of the great-tailed grackle (*Quiscalus mexicanus* Gmelin) in the North America since 1880. *Journal of Biogeography*, **30**(10): 1593-1607.
- West G. B., Brown J. H. & Enquist B. J.** (1997) A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, **276**(5309): 122-126.
- Whitaker D. M. & Warkentin I. G.** (2010) Spatial ecology of migratory passerines on temperate and boreal forest breeding grounds. *The Auk*, **127**(3): 471-484.
- Whitaker D. M., Stauffer D. F., Norman G. W., Devers P. K., Edwards J., Giuliano W. M., Harper C., Igo W., Sole J., Spiker H. & Tefft B.** (2007) Factors associated with variation in home-range size of Appalachian Ruffed Grouse (*Bonasa umbellus*). *The Auk*, **124**(4): 1407-1424.
- Wiens J. A.** (2001) The landscape context of dispersal. In: Clobert J., Danchin E., Dhondt A. A. & Nichols J. D. (eds.) Dispersal. *Oxford University Press*, New York, 96-109.
- Wiklander U., Olsson O. & Nilsson S. G.** (2001) Seasonal variation in home-range size, and habitat area requirement of the lesser spotted woodpecker (*Dendrocopos minor*) in southern Sweden. *Biological Conservation*, **100**(3): 387-395.
- Winkler D. W., Wrege P. H., Allen P. E., Kast T. L., Senesac P., Wasson M. F. & Sullivan P. J.** (2005) The natal dispersal of tree swallows in a continuous mainland environment. *Journal of Animal Ecology*, **74**(6): 1080-1090.
- Winkler H. & Leisler B.** (1992) On the ecomorphology of migrants. *Ibis*, **134**(1): 21-28.